
BIOLOGIA FLORAL Y POLINIZACION DE ALGUNAS MONOCOTILEDONEAS DE UN BOSQUE NUBLADO VENEZOLANO¹

Alberto Seres² y Nelson Ramírez^{2,3}

RESUMEN

La biología floral y los mecanismos de polinización fueron estudiados en 33 especies de monocotiledóneas, principalmente herbáceas, del bosque nublado del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. La distribución de frecuencia de los modos de polinización muestra una marcada tendencia a la polinización por coleópteros (35.1%), aves (24.3%), y abejas (16.2%); dípteros (10.8%), viento (8.1%), y murciélagos (5.4%) fueron menos frecuentes. De 71 especies de agentes visitantes registrados en 33 especies de plantas, el 67.6% fueron polinizadores efectivos y 32.4% fueron sólo visitantes. Los coleópteros y los dípteros representaron los grupos más diversos. El 46.9% de las especies fueron monoicas-dicógamas y el 53.1% hermafroditas-adicógamas; la protoginia (37.5%) fue más frecuente que la protandria (9.4%). Entre las especies adicógamas, el 15.6% eran hercógamas. La flor es la unidad de polinización en la mayoría de las especies hermafroditas y monoicas. Las plantas polinizadas por aves, abejas, y murciélagos producen néctar como recompensa, aunque el polen puede ser la recompensa en especies melitófilas y quiropterófilas. En las plantas cantarófilas, los coleópteros comen partes florales. La longevidad de las flores polinizadas por vertebrados fue de 10 a 24 horas, mientras que en las especies melitófilas fue más variable. La longevidad de la unidad de polinización en especies polinizadas por coleópteros fue mayor, principalmente asociada a la extensa longevidad de las flores femeninas. Una situación similar ocurrió en especies anemófilas. Las diferentes pautas encontradas en la hora de anthesis, longevidad floral, especies polinizadoras, junto a la distribución vertical y horizontal de las especies fueron considerados algunos de los mecanismos que promueven la especificidad de polinización y el flujo de polen intraespecífico.

ABSTRACT

Floral biology and pollination mechanisms of 33 herbaceous monocot species were studied in the tropical cloud forest of Henri Pittier National Park, Venezuela. The frequency distribution of pollination systems was as follows: cantharophily (35.1%), ornithophily (24.3%), melittophily (16.2%), myiophily (10.8%), anemophily (8.1%), and chiropterophily (5.4%). Of 71 visiting species recorded on 33 plant species, 67.6% were pollinators and 32.4% were only visitors; coleopterans and dipterans were the most diverse groups. Studies of floral biology showed that 46.9% of the species were monoecious-dichogamous and 53.1% were hermaphroditic-adichogamous. Among adichogamous species, 15.6% were herkogamous. The pollination units were the flowers or inflorescences in hermaphroditic and monoecious species. Bat-, bird-, and bee-pollinated species produced nectar, although pollen was also found as a reward in bee- and bat-pollinated species; beetle pollination was associated with floral parts as the reward. Floral longevity of vertebrate-pollinated species ranged from 10 to 24 hours; floral longevity for bee-pollinated species was similar or longer than for vertebrate-pollinated species. For cantharophilous and wind-pollinated species, pollination

¹ Nosotros agradecemos a G. Medina, D. Figueroa, F. Bisbal, G. Cordero, y demás personal del Servicio de Fauna Silvestre Nacional por su colaboración prestada en la Estación Biológica de Rancho Grande. Deseamos expresar nuestro agradecimiento a L. M. Chilson (Staphylinidae), W. A. Kingsolver (Ptilidae), P. J. Spangler (Hydrophilidae), R. E. White (Chrysomelidae), D. A. Nickle (Labiidae), R. J. Gagné (Cecidomyiidae y Muscidae), W. N. Mathis (Drosophilidae), F. C. Thompson (Syrphidae y Phoridae), y D. R. Smith (Formicidae) Smithsonian Institution, U.S.A. por la identificación de los insectos; a J. E. Rawlins (Scarabaeidae) The Carnegie Museum of Natural History U.S.A.; a F. Fernández-Yépez (Lepidoptera), Facultad de Agronomía, UCV; a D. W. Roubik (Hymenoptera), Smithsonian Tropical Research, U.S.A.; a G. Eickwort (Hymenoptera), Cornell University, Department of Entomology, U.S.A.; a C. Bordon (Curculionidae), colección personal; a M. Castro, A. Ospino, y B. Thomas por la identificación de las aves; a J. Ochoa por la identificación de los murciélagos; a J. Steyermark, G. Harling, L. Smith, y G. Carnevali por la identificación de los especímenes botánicos; y a L. Bulla, C. Gil, y M. Montilla por su colaboración durante el desarrollo del presente trabajo.

² Universidad Central de Venezuela, Fac. Ciencias, Centro de Botánica Tropical, Aptdo. 20513, Caracas, Venezuela.

³ A quién debe ser dirigida la correspondencia.

unit longevity was increased by the longevity of the female flowers. These different patterns in time of anthesis, floral longevity, and pollinator species, together with vertical and horizontal species distribution, are mechanisms that promote pollination specificity and intraspecific pollen transportation in the understory cloud forest.

En los estratos bajos de bosques tropicales se han examinado las estrategias florales y modos de polinización en especies aisladas (Wasshausen & Arroyo, 1976; Beach, 1982), grupos taxonómicos de plantas (Soderstrom & Calderon, 1971; Stiles, 1975; Bullock, 1981; Sobrevila et al., 1983; Renner, 1984; MacDade, 1985) y gremios particulares de polinizadores (Stiles, 1977; Feinsinger, 1978; Feinsinger et al., 1986). Sin embargo, estudios comparativos que muestren las diversas estrategias que promueven el flujo de polen intraespecífico en especies de plantas con diferentes modos de polinización, biología floral y sexualidad son prácticamente inexistentes en especies herbáceas de bosques tropicales.

La dinámica de polinización en el contexto de los mecanismos que promueven el flujo de polen intraespecífico y la especificidad de polinización es poco conocida en bosques tropicales. Sin embargo, el desplazamiento en los períodos de floración, el sistema de entrecruzamiento y el comportamiento de los polinizadores evidencian que el flujo de polen pueda ser extenso en especies de árboles tropicales (Ashton, 1969; Bawa & Opler, 1975; Bawa, 1980; Frankie et al., 1976; Sobrevila & Arroyo, 1982). En contraste, algunas monocotiledóneas herbáceas estudiadas en el bosque nublado Henri Pittier presentan períodos de floración y fructificación extensos y superpuestos (Seres & Ramírez, 1993) y además, son principalmente autocompatibles (Ramírez & Seres, 1994). Estas pautas sugieren que el desplazamiento temporal fenológico y el sistema genético de reproducción deben estar asociados a estrategias florales y de polinización que promuevan el flujo de polen intraespecífico. El estudio de la biología floral y polinización de monocotiledóneas con distintos modos de polinización podría evidenciar los mecanismos a través de los cuales se promueve el flujo de polen intraespecífico en los diferentes gremios de polinizadores.

La sexualidad, dicogamia, tipo de recompensa, hora de anthesis y longevidad floral son caracteres considerados en este trabajo como importantes en la biología de polinización. Además, el transporte diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo del agente visitante puede contribuir a reducir la interferencia entre especies (Feinsinger et al., 1986; Ramírez, 1989). La distribución espacial de las especies puede ser una característica que contri-

buye a reducir la interferencia reproductiva entre las especies herbáceas del bosque nublado.

AREA DE ESTUDIO

Este trabajo fue realizado en el Parque Nacional Henri Pittier, Rancho Grande, en los bosques adyacentes a la Estación Biológica de Rancho Grande (10°21'N, 67°41'O), aproximadamente a 12 km de Maracay, Edo. Aragua, Venezuela. El parque se encuentra en la zona central de la Serranía del Norte de la Cordillera de la Costa, abarcando extensas zonas de ambas vertientes (norte y sur). El área de estudio abarcó altitudes entre 1000 y 1400 m, y el estudio se realizó en las siguientes zonas locales: (1) camino de la toma de agua; (2) vía Pico Cumbre Rancho Grande hasta 1400 m; (3) Paso Portachuelo; y (4) vía Pico Periquito hasta 1350 m. Las tres localidades incluyen principalmente bosques primarios.

El área de Rancho Grande se encuentra en la zona de vida de bosque muy húmedo premontano (bosque nublado), con precipitación que varía entre 2000 y 4000 mm anuales, y una temperatura media entre 18° y 24°C (Ewel et al., 1976). En el bosque nublado de Rancho Grande se observa una estacionalidad con un período seco corto a principios de año (enero-marzo), aumentando la precipitación hasta su máximo en agosto y septiembre, y disminuyendo hacia finales de año. Durante los meses secos la formación y presencia de neblinas y "lluvias ocultas" mantienen una alta humedad ambiental con un aspecto de bosque siempre verde.

Estudios ecológicos recientes en el Parque Nacional Henri Pittier (Huber, 1986) han demostrado la presencia de distintos tipos de bosques nublados: bosque nublado de transición, bosque nublado propiamente dicho, y bosque nublado superior. Este trabajo abarca los dos primeros tipos de bosque nublado. El bosque nublado de transición está constituido por tres estratos arbóreos y uno herbáceo-arbustivo entre los 0.5 y 3.0 m que forman una cobertura irregular y densa, en la que se encuentran especies de palmas y varios arbustos. Sin embargo, las hierbas altas son las que caracterizan este estrato y falta casi por completo el estrato herbáceo a nivel del suelo (Huber, 1986). El bosque nublado propiamente dicho está formado por dos estratos arbóreos. Los estratos arbustivos y her-

báceos son generalmente más densos que los del bosque nublado de transición.

MÉTODOS

La selección de las especies estudiadas fue de acuerdo a su frecuencia y conspicuidad. Cuatro transectas de 200 m de longitud fueron colocadas en cada una de las localidades del bosque. De las especies herbáceas y sub-herbáceas más frecuentes a lo largo de cada transecta se seleccionaron las monocotiledóneas más conspicuas, esto basado en la altura y cobertura.

Las muestras botánicas de las especies estudiadas están depositadas en El Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Las muestras de los insectos visitantes y polinizadores están depositadas en los museos a los cuales están asociados los especialistas que realizaron las identificaciones (ver sección de agradecimientos). Los espécimenes de aves y murciélagos están depositados en El Museo del Ministerio del Ambiente y los Recursos Renovables.

La información sobre la distribución vertical de las especies, así como la distribución en subambientes de las 33 especies estudiadas del bosque nublado de Rancho Grande fue recopilada por Seres & Ramírez (1990). La distribución vertical de las especies muestra que las monocotiledóneas estudiadas están principalmente distribuidas en el estrato herbáceo del bosque: 69.7% (N = 23) son hierbas entre 0.3 y 4.0 m de altura; 9.1% (N = 3) son trepadoras herbáceas que despliegan sus estructuras reproductivas entre 1.0 y 10.0 m de altura (Tabla 1). Tres especies de epífitas (9.1%) están distribuidas entre 0.5 y 40.0 m de alto. Además, se estudiaron cuatro especies de palmas (12.1%), tres de las cuales tienen alturas menores de 3.0 m, y *Socratea* sp. que es una palma del dosel (\pm 20 m alto) (Tabla 1).

SEXUALIDAD Y DICOGAMIA

La sexualidad de las especies vegetales fue determinada en el campo y posteriormente confirmada en el laboratorio. Las especies fueron clasificadas en hermafroditas, monoicas, y dioicas. La variación temporal en la maduración sexual se determinó directamente en el campo; observaciones a intervalos de una hora durante la vida de las flores o inflorescencias (dependiendo del tipo de unidad de polinización) permitieron reconocer tres categorías: adicógamas (= homógamas), protandras (la fase masculina ocurre primero que la femenina), y protógamas (la fase femenina ocurre primero que la masculina). La condición dicógama fue establecida independientemente si había sola-

pamiento de las fases sexuales durante un breve período de la vida de las flores o inflorescencias (dicogamia incompleta; Lloyd & Webb, 1986). Además, se determinó la presencia de hercogamia (separación espacial en la presentación del polen y el estigma) cuando el estigma estaba ubicado al menos 2 mm por encima de los estambres, antes o durante la polinización.

UNIDAD DE POLINIZACIÓN

El tipo de unidad de polinización (flor o inflorescencia) se determinó en base a la morfología y comportamiento de dichas estructuras durante el período completo de actividad floral, relacionado a la actividad de los polinizadores.

ANTESIS Y LONGEVIDAD

Se fijó como hora de antesis, para las especies hermafroditas en cuyas flores se pueden observar los movimientos de sus partes (corola, estambres, y estilo), como la hora de máxima apertura de dichas partes florales. En especies monoicas, como las Araceae y Cyclanthaceae, se consideró la hora de antesis de las flores femeninas, cuyo perianto es reducido o ausente, como el momento en que la inflorescencia comienza a producir el perfume que atrae a los polinizadores, ya que la atracción de los polinizadores supone capacidad de recibir el polen y probablemente la receptividad estigmática en las flores femeninas. Para las flores masculinas, la antesis se consideró como el momento de la aparición del polen (dehiscencia de las anteras). La longevidad máxima de las flores e inflorescencias, ésta última cuando es la unidad de polinización, fue considerada desde el momento de la antesis hasta el cierre de las flores, la caída de éstas o cualquier señal de marchitez.

Dependiendo de las horas del día en las que se observó la actividad floral, se consideraron tres grupos de plantas: en las diurnas, la actividad está restringida a la luz solar; en las nocturnas, la actividad polinizadora ocurre al anochecer o en la oscuridad; y las diurnas-nocturnas mantienen las flores o inflorescencias activas tanto de día como de noche, y generalmente son flores con longevidad mayor a 24 horas.

ATRACCIÓN Y RECOMPENSA

La recompensa ofrecida por las flores o inflorescencias, tales como néctar, polen, o partes florales, se determinó directamente en el campo por medio de la observación de las flores, del comportamiento de los polinizadores, y la revisión de es-

estructuras florales para precisar exactamente la recompensa ofrecida. Además, la presencia de fragancia fue detectada cuando presente.

POLINIZADORES Y VISITANTES

Las especies polinizadoras y modo de polinización fueron estimados por observación directa de la actividad de los agentes visitantes, posición y abundancia de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador, todo esto relacionado con todos aquellos parámetros mencionados anteriormente. La relación entre tamaño flor-polinizador, posición de las cargas de polen, y el comportamiento durante la visita fueron los principales criterios para diferenciar visitantes de polinizadores. En todos los casos, los agentes se atraparon con métodos adecuados para su posterior identificación. En especies en las cuales se sospechaba la polinización por el viento, se hizo una prueba especial que consiste en cubrir las flores femeninas con una malla fina que permite pasar el polen transportado por el viento, sin permitir la visita de animales antófilos. Posteriormente se comparó la producción de frutos con controles naturales.

RESULTADOS

La biología floral de 33 especies de monocotiledóneas del bosque nublado de Rancho Grande está detallada en la Tabla 1. La lista de especies de plantas y especies polinizadoras junto a las características del transporte de polen están en el Anexo I.

ATRACCION Y RECOMPENSA

En Cyclanthaceae y Araceae la fragancia floral era diferente a la sensibilidad humana. En la muestra examinada existe una correlación entre el tipo de recompensa y el grupo de agentes polinizadores (Tabla 1). En las especies cantarófilas, los escarabajos consumían partes florales. Además, en las Araceae y Cyclanthaceae los coleópteros frecuentemente se apareaban en las inflorescencias. En las Cyclanthaceae los coleópteros ovopositaban los ovarios de las flores femeninas. El desarrollo de las larvas de los coleópteros era completado a expensas de partes del fruto y semillas. En el caso de las palmas cantarófilas, los escarabajos consumían polen y néctar.

Las monocotiledóneas quiropterófilas, melitófilas, y ornitófilas producían néctar como recompensa, aunque en el caso de las especies polinizadas por abejas, el polen era una fuente alimenticia adicional. Las especies quiropterófilas y ornitófilas

producían abundante néctar, mientras que en las especies melitófilas la cantidad de néctar producido era mucho menor.

UNIDAD DE POLINIZACION

La flor representó la unidad de polinización en la mayoría de las especies monoicas y hermafroditas. Sin embargo, la inflorescencia era la unidad de polinización en todas las especies de Araceae y Cyclanthaceae (Tabla 1).

POLINIZACION DIURNA, NOCTURNA, Y DIURNA-NOCTURNA, ANTESIS Y LONGEVIDAD

La proporción de plantas cuya actividad de polinización estaba restringida a las horas de la noche (N = 2; 6.3%) fue comparativamente menor al de las plantas con polinización estrictamente diurna (N = 13; 40.6%). El grupo de plantas con una actividad de polinización diurna y nocturna fue la más numerosa en la muestra examinada (N = 17; 53.1%).

La antesis de las especies melitófilas ocurrió entre las 5:00 y 12:00 horas, con una longevidad de 7 a 72 horas. En las especies quiropterófilas, la antesis ocurrió entre las 17:30 y 19:00 horas con una longevidad de 10 a 12 horas (Tabla 1). La mayoría de las especies ornitófilas abrían sus flores entre las 3:00 y las 10:00 horas, con un tiempo de longevidad entre 8 y 19 horas. Sin embargo, la antesis puede ocurrir en horas de la tarde (en *Renealmia nicolaioides* Loes.), en cuyo caso la longevidad era menor (máximo de ocho horas).

Las especies cantarófilas protóginas se caracterizaron por presentar un desfase de aproximadamente 24 horas entre la antesis de las flores femeninas y las masculinas. La antesis de las flores masculinas y femeninas ocurrió en horas de la mañana en Cyclanthaceae y Palmae, y la antesis de las flores masculinas y femeninas en horas de la tarde en Araceae (Tabla 1). Sin embargo, en *Cyclanthus bipartitus* Poit. (Cyclanthaceae), la antesis ocurrió como en las Araceae. La hora de antesis estaba relacionada con los grupos taxonómicos de polinizadores: antesis en la mañana con curculionidos y antesis en la tarde con scarabaeidos. La longevidad de las flores femeninas fue mayor que la de las flores masculinas en todas las especies cantarófilas (Tabla 1).

Las especies miófilas tienen antesis en horas de la mañana o en la tarde. Las flores masculinas abrían entre las 5:00 y 8:00 horas y las femeninas entre las 6:00 y las 18:00 horas; la longevidad de

TABLA 1. Sexualidad, variación temporal en la maduración sexual, biología floral y altura de las estructuras reproductivas de 33 especies vegetales.

Familia Especie	Sexualidad ¹	Expresión sexual ²	Unidad de polinización ³	Hora de antesis	Período de vida floral ⁴	Longevidad máxima (h)		Recompensa	Altura de las estructuras reproductivas (m)	Especimen de referencia ⁵
						Flor	Unidad			
Araceae										
<i>Dieffenbachia</i> sp.	M	protog.	I	(f) 16:00-18:00 (m) 15:00-17:00	(f) n-d (m) n-d	(f) 18-20 (m) 4-5	36	estaminodios	1.0-2.0	AS-244
<i>Philodendron macroGLOSSUM</i>	M	protog.	I	(f) 18:00-19:30 (m) 19:30-20:30	(f) n-d (m) n-d	(f) 18 (m) 3	36	flores estériles	1.0-6.0	AS-214
<i>Xanthosoma undipes</i>	M	protog.	I	(f) 17:00-18:00 (m) 17:00-18:00	(f) n-d (m) n-d	(f) 18-20 (m) 4-5	24	flores estériles	1.0-3.0	JS-95828
Bromeliaceae										
<i>Aechmea lasserii</i>	H	homog.	F	05:00-05:30	d	17-19	—	néctar	1.0-10.0	JS-89806
<i>Pitcairnia altensteinii</i>	H	homog.	F	05:00-06:00	d	17-19	—	néctar	0.5-1.0	AS-150
<i>Vriesea platynema</i>	H	homog.	F	17:30-18:30	n	12	—	néctar	3.0-40.0	JS-87810
<i>Vriesea splendens</i>	H	homog.	F	18:00-19:00	n	10	—	néctar	0.5-8.0	AS-256
Commelinaceae										
<i>Tradescantia zanoniana</i>	H	homog.	F	07:00-08:00	d	8-10	—	polen	0.5-1.0	AS-79
Cyclanthaceae										
<i>Asplundia caput-medusae</i>	M	protog.	I	(f) 05:00-06:00 (m) 03:00-05:00	(f) d-n (m) d-n	(f) 18-20 (m) 4-6	30	perianto anteras, polen	1.0-2.0	JS-114237
<i>Asplundia fendleri</i>	M	protog.	I	(f) 04:00-05:00 (m) 02:00-04:00	(f) d-n (m) d-n	(f) 18-20 (m) 4-6	30	perianto anteras, polen	1.0-2.0	AS-218
<i>Asplundia moritziana</i>	M	protog.	I	(f) 04:00-06:00 (m) 04:00-06:00	(f) d-n (m) d-n	(f) 18-20 (m) 4-6	30	perianto anteras, polen	2.0-10.0	OH-336
<i>Asplundia</i> sp.	M	protog.	I	(f) 04:00-06:00 (m) 04:00-06:00	(f) d-n (m) d-n	(f) 18-20 (m) 4-6	30	perianto anteras, polen	0.5-1.5	AS-179
<i>Cyclanthus bipartitus</i>	M	protog.	I	(f) 15:00-18:00 (m) 16:00-18:30	(f) d-n (m) d-n	(f) 19-21 (m) 2-3	28	polen bractea	0.4-1.0	AS-344
<i>Evodianthus funifer</i>	M	protog.	I	(f) 05:00-07:00 (m) 05:00-07:00	(f) d-n (m) d-n	(f) 18-20 (m) 4-6	30	perianto anteras, polen	1.5-8.0	AS-220
Cyperaceae										
<i>Scleria latifolia</i>	M	protog.	F	(f) 06:00-15:00 (m) 07:00-09:00	(f) d-n (m) d	(f) 72 (m) 8-10	—	ninguna	0.5-1.0	AS-184

TABLA 1. Continuada.

Familia Especie	Sexual- idad ¹	Expresión sexual ²	Unidad de polin- ización ³	Hora de antesis	Período de vida floral ⁴	Longevidad máxima (h)		Recompensa	Altura de las estructuras reproduc- tivas (m)	Especimen de referencia ⁵
						Flor	Unidad			
Gramineae										
<i>Olyra latifolia</i>	M	protog.	F	(f) 08:00-16:00 (m)	(f) d-n (m) d	72 7-10	—	ninguna	0.5-2.0	AS-156
<i>Pariaria stenolemma</i>	M	protog.	F	(f) 18:00-19:00 (m)	(f) n (m) d-n	10-12 4-8	—	néctar-polen	0.5-1.0	AS-253
Marantaceae										
<i>Calathea casupito</i>	H	homog.	F	07:00-08:00	d	10	—	néctar	0.5-1.0	AS-221
<i>Calathea</i> sp.	H	homog.	F	06:00-07:00	d	10	—	néctar	0.8-1.0	AS-346
<i>Stromanthe jacquinii</i>	H	homog.	F	09:00-10:00	d	12-14	—	néctar	0.5-1.5	AS-237
<i>Stromanthe tonckat</i>	H	homog.	F	07:30-09:00	d	7	—	néctar	1.0-1.5	AS-206
Musaceae										
<i>Heliconia acuminata</i>	H	homog.	F	04:00-05:30	d	11	—	néctar	2.0-3.0	AS-213
<i>Heliconia aurea</i>	H	homog.	F	05:00-07:00	d	12	—	néctar	1.5-2.0	AS-123
<i>Heliconia bihai</i>	H	homog.	F	05:30-07:00	d	12	—	néctar	1.5-2.0	OH-2154
<i>Heliconia revoluta</i>	H	homog.	F	05:30-07:00	d	12	—	néctar	1.0-2.0	AS-155
Orchidaceae										
<i>Govenia fasciata</i>	H	homog.	F	06:00-12:00	d-n	72	—	néctar	0.3-0.5	AS-153
<i>Govenia utriculata</i>	H	homog.	F	06:00-12:00	d-n	72	—	néctar	0.3-0.5	AS-233
Palmae										
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	D	—	F	(m) 06:00-12:00 (f)	(m) d-n (f) d-n	48 96	—	polen	1.5-3.0	AS-149
<i>Geonoma simplicifrons</i>	M	protan.	F	(m) 05:00-06:00 (f) 06:00-18:00	(m) d (f) d-n	10 192	—	néctar-polen	0.5-1.5	AS-158
<i>Geonoma tenuis</i>	M	protan.	F	(m) 06:30-08:00 (f) 06:00-18:00	(m) d (f) d-n	12 192	—	néctar-polen	0.5-1.0	AS-172
<i>Socratea</i> sp.	M	protog.	F	(f)	(f) d-n		—	néctar-polen	10.0-30.0	AS-188

TABLA 1. Continuada.

Familia Especie	Sexual- idad ¹	Expresión sexual ²	Unidad de polin- ización ³	Hora de antesis	Periodo de vida floral ⁴	Longevidad máxima (h)		Recompensa	Altura de las estructuras reproduc- tivas (m)	Especimen de referencia ⁵
						Flor	Unidad			
Zingiberaceae										
<i>Costus spiralis</i>	H	homog.	F	03:00-05:00	d	12-14	—	néctar	1.5-3.0	AS-169
<i>Renealmia nicolaioides</i>	H	homog.	F	14:00-15:30	d	8	—	néctar	0.1-0.3	AS-207

f = flor femenina o pistilada; m = flor masculina o estaminada.

¹ H = Hermafrodita; M = Monoica; D = Dioica.

² homog. = homogama o adicogama; protan. = protandria; protog. = protoginea.

³ F = Flor; I = Inflorescencia.

⁴ d = diurno; n = nocturno.

⁵ Colecciones de referencia depositadas en VEN: AS = A. Seres; JS = J. Steyermark; OH = O. Huber.

TABLA 2. Coeficientes de variación (\bar{X}/S^2) de la hora de antesis y longevidad de las flores para cada grupo de polinizadores.

Sexualidad Polinizadores	Antesis		Longevidad
	Grupo mañana	Grupo tarde	
Monoicas			
Coleópteros	(f) 0.17	(f) 0.05	(f) 1.28
	(m)0.44	(m)0.23	(m)1.32
Moscas	(f) 0.19	(f) ND	(f) 0.79
	(m) ND	(m)0.00	(m)0.33
Viento	(f) 0.11		(f) 0.17
	(m) 0.10		(m)1.04
Hermafroditas			
Murciélagos	—	0.02	0.12
Aves	0.29	ND	0.26
Abejas	0.18	—	1.07

(f): flor femenina; (m): flor masculina; ND: no disponible.

las flores femeninas fue aproximadamente 19 veces mayor que la de las masculinas, es decir, las flores masculinas vivían de 10 a 12 horas y las femeninas 192 horas en promedio (Tabla 1). Un patrón diferente fue observado en *Pariana stenolemma* Tutin; las flores femeninas abren entre las 18:00 y 19:00 horas y las masculinas entre las 8:00 y 12:00 horas. En este caso, las flores masculinas vivían de 4 a 8 horas y las femeninas de 10 a 12 horas (Tabla 1).

La antesis en las especies anemófilas fue comparativamente menos sincronizada que en las de polinización biótica. Las flores femeninas abrían entre las 6:00 y las 16:00 horas, mientras que las flores masculinas abrían entre las 7:00 y 14:00 horas. La longevidad de las flores femeninas anemofílicas fue de 72 a 96 horas mientras que en las masculinas fue de 7 a 10 horas en Gramineae y Cyperaceae, y de 96 horas en *Chamaedorea pinnatifrons* Jacq.; la relación longevidad femenina:masculina en el primer grupo fue de aproximadamente 7 a 10 y en el segundo grupo de 2.

Los coeficientes de variación de la hora de antesis y la longevidad floral relativo a los distintos mecanismos de polinización están en la Tabla 2. La polinización por murciélagos mostró una alta sincronización en la hora de antesis y longevidad. El grado de variación en la hora de antesis en plantas polinizadas por colibríes fue mayor que en plantas polinizadas por abejas (Tabla 2). La variación en la longevidad en plantas polinizadas por colibríes fue menor que en plantas polinizadas por abejas (Tabla 2). Las plantas melitofílicas presentaron una alta sincronía en la hora de antesis, pero

TABLA 3. Número y porcentaje de especies de agentes visitantes y polinizadores relativo a los grupos taxonómicos.

Orden Familia	Especies visitantes		Total	
	Visitantes N (%)	Polinizadores N (%)	Visitantes N (%)	Polinizadores N (%)
Apodiformes				
Trochilidae	7 (9.9)	7 (14.6)	7 (9.9)	7 (14.6)
Chiroptera				
Phyllostomidae	3 (4.2)	3 (6.3)	3 (4.2)	3 (6.3)
Coleoptera				
Chrysomelidae	6 (8.5)	6 (12.5)		
Curculionidae	15 (21.1)	11 (22.9)		
Hydrophilidae	1 (1.4)	1 (2.1)		
Nitidulidae	4 (5.6)	1 (2.1)		
Ptilidae	1 (1.4)	1 (2.1)		
Scarabaeidae	4 (5.6)	2 (4.2)		
Staphylinidae	2 (2.8)	2 (4.2)		
No identificadas	1 (1.4)	1 (2.1)	34 (47.9)	25 (52.1)
Dermaptera				
Labiidae	1 (1.4)	0 (0.0)	1 (1.4)	0 (0.0)
Diptera				
Cecidomyiidae	2 (2.8)	2 (4.2)		
Drosophilidae	3 (4.2)	3 (6.3)		
Muscidae	1 (1.4)	0 (0.0)		
Phoridae	2 (2.8)	2 (4.2)		
Sciaridae	1 (1.4)	1 (2.1)		
Syrphidae	1 (1.4)	0 (0.0)		
No identificadas	1 (1.4)	0 (0.0)	11 (15.5)	8 (16.7)
Hymenoptera				
Anthophoridae	2 (2.8)	1 (2.1)		
Apidae	7 (9.9)	2 (4.2)		
Formicidae	1 (1.4)	0 (0.0)		
Halictidae	1 (1.4)	1 (2.1)	11 (15.5)	4 (8.3)
Lepidoptera				
Pieridae	1 (1.4)	0 (0.0)		
Sphingidae	1 (1.4)	0 (0.0)	2 (2.8)	0 (0.0)
Orthoptera				
No identificado	1 (1.4)	0 (0.0)	1 (1.4)	0 (0.0)
Abioticos	1 (1.4)	1 (2.1)	1 (1.4)	1 (2.1)
Total	71 (100.0)	48 (67.6)		

fueron altamente variables en la longevidad. En las especies monoicas, la antesis fue menos variable en comparación a la longevidad de las flores (Tabla 2). La antesis de las flores femeninas fue comparativamente más sincronizada que la de las flores masculinas entre plantas polinizadas por coleópteros y moscas. En contraste, los coeficientes de variación de flores masculinas y femeninas en las plantas anemófilas fueron similares (Tabla 2). La longevidad de las flores masculinas y femeninas en plantas polinizadas por coleópteros presentó la mayor variación en relación al resto de los grupos

de plantas. La longevidad de las flores femeninas polinizadas por dípteros presentó una mayor variación en relación a las flores masculinas. En contraste, la longevidad de las flores masculinas polinizadas por el viento fue mucho más variable que la de las flores femeninas.

AGENTES VISITANTES Y POLINIZACION

De un total de 71 agentes visitantes registrados en 33 especies de plantas (Tabla 3), el 67.6% fueron polinizadores efectivos, mientras que el 32.4% fueron

visitantes. Los coleópteros representaron el grupo de visitantes florales más numeroso (Tabla 3), entre los cuales destacaron Curculionidae, Chrysomelidae, Nitidulidae, y Scarabaeidae. El transporte de polen era abundante y frecuentemente sobre todo el cuerpo en Curculionidae, Chrysomelidae, Hydrophilidae, y Staphylinidae, aunque en otros grupos menos numerosos la deposición del polen fue ventral. El transporte dorsal de polen fue aún menos frecuente (Anexo I). El número de especies de plantas visitadas por cada especie de coleóptero (desde 1 hasta 6) fue comparativamente superior en comparación con el resto de los insectos visitantes.

Los himenópteros y dípteros representaron los otros dos grupos más diversos en la muestra examinada (Tabla 3). Entre los dípteros destacaron las Drosophilidae con el mayor número de especies (Tabla 3). Las diferentes especies de dípteros visitaron sólo una especie de planta cada una, y el transporte de polen era generalmente disperso sobre todo el cuerpo. En otros casos eran sólo agentes visitantes (Anexo I). Los himenópteros estaban representados por cuatro familias entre las que destacó Apidae con el mayor número de especies (Tabla 3). Aproximadamente un tercio de las especies de himenópteros fueron agentes polinizadores. En el caso de los polinizadores el polen era frecuentemente transportado en la base de la proboscis y en la parte ventral del cuerpo de manera escasa o dispersa (Anexo I).

Los ortópteros, dermápteros, y lepidópteros fueron los ordenes con el menor número de especies, que sólo actuaron como visitantes sin transportar polen.

Las aves visitantes estaban representadas por siete especies y los murciélagos por tres especies (Tabla 3). Los colibríes transportaban el polen sobre el pico y la base del pico, y los murciélagos sobre la cabeza (Anexo I).

POSICION SISTEMATICA Y MODOS DE POLINIZACION

En la muestra de 33 especies de monocotiledóneas estudiadas hubo una notable correlación entre las Araceae, Cyclanthaceae, Palmae, y una Poaceae, y la polinización por escarabajos. En el caso de las palmas y la gramínea entomófila, muchas veces se combina la polinización por escarabajos y por moscas, mientras que en otros casos son anemófilas, como *Olyra latifolia* L. (Poaceae). Otra tendencia interesante ocurrió entre las Musaceae y Zingiberaceae con la polinización por colibríes. Algunas Marantaceae y Bromeliaceae son también polinizadas por estas aves, e inclusive las Bromeliaceae quiróptero-filas son visitadas por co-

libríes. Las abejas, frecuentemente grandes, polinizaban algunas Marantaceae, Orchidaceae, y Commelinaceae (Anexo 1).

POLINIZACION ENTRE MONOCOTILEDONEAS

La distribución de frecuencia de los modos de polinización de 33 monocotiledóneas mostró una marcada tendencia a ser polinizadas por coleópteros (N = 14; 36.9%), aves (N = 9; 23.7%), y abejas (N = 6; 15.82%). Las plantas polinizadas por moscas (N = 4; 10.6%), viento (N = 3; 7.9%) y murciélagos (N = 2; 5.3%) son grupos menos abundantes.

SEXUALIDAD DE LAS PLANTAS, VARIACION TEMPORAL EN LA MADURACION SEXUAL Y HERCOGAMIA

En 32 especies hay una marcada asociación entre la sexualidad de las plantas y la variación temporal en la maduración de los sexos. Las especies hermafroditas (17) fueron adicógamas, mientras que las monoicas fueron todas dicógamas (15) ($g1 = 1$, $\chi^2 = 31.0$; $P < 0.001$). La protoginia fue mas frecuente (40.6%) que la protandria (6.3%). La hercogamia (N = 5; 15.6%) fue menos frecuente que la dicogamia.

El porcentaje de modos de expresión temporal en la maduración sexual relativa a los modos de polinización muestra que las plantas adicógamas son polinizadas por abejas, aves y murciélagos (Tabla 4). En contraste, las plantas protandras y protóginas son polinizadas por escarabajos, viento y moscas. Las especies cantarófilas son predominantemente protóginas y en menor proporción protandras. Las plantas polinizadas por moscas son protóginas o protandras. Las dos especies anemófilas monoicas son protóginas. Además, la única especie dioica es polinizada por el viento (Tabla 4).

DISCUSION

SEXUALIDAD, DICOGAMIA, Y MODO DE POLINIZACION

En las especies herbáceas del bosque nublado estudiado hay una alta proporción de especies monoicas asociadas a un sistema de dicogamia. La dicogamia reduce la interferencia polen-estigma y actúa como un mecanismo que promueve la fertilización cruzada (Lloyd & Webb, 1986). La proporción de especies monoicas protóginas es considerablemente mayor que la de las protandras, y ambos grupos son polinizados principalmente por escarabajos. La protoginia es esperada en especies cuyos polinizadores ocupan la flor o inflorescencia por largos períodos, así que el polen puede ser depositado en los estigmas a la entrada y removido

TABLA 4. Variación temporal en la maduración sexual relativo a los síndromes de polinización.

Modo de polinización	Adicogamas N (%)	Protoginas N (%)	Protandras N (%)	Dioicas N (%)	Total* N (%)
Coleopteros	—	12 (31.6)	2 (5.3)	—	14 (36.9)
Moscas	—	2 (5.3)	2 (5.3)	—	4 (10.6)
Abejas	6 (15.8)	—	—	—	6 (15.8)
Murcielagos	2 (5.3)	—	—	—	2 (5.3)
Aves	9 (23.7)	—	—	—	9 (23.7)
Viento	—	2 (5.3)	—	1 (2.6)	3 (7.9)

* El total de especies excede el total de 33 especies debido a que cinco especies son polinizadas por dos grupos diferentes de polinizadores.

a la salida (Lloyd & Webb, 1986). La protoginia es frecuente en ciertos grupos taxonómicos de plantas: Annonaceae, Magnoliaceae, Araceae, Cyclanthaceae, y Palmas entre otros grupos (Faegri & van der Pijl, 1979; Thien, 1974; Beach, 1982). La relación entre la polinización por escarabajos y Cyclanthaceae, Araceae, y Arecaceae sugiere que la evolución de la dicogamia está relacionada con ciertos grupos de agentes visitantes en el estrato bajo del bosque nublado. En contraste, las especies polinizadas por aves, abejas, y murciélagos son todas adicógamas y de diferentes familias de plantas, excepto Musaceae y Zingiberaceae que son sólo polinizadas por aves. En algunas de estas plantas la hercógamia promueve la polinización cruzada.

POSICION DE LAS CARGAS DE POLEN

A pesar que la posición de las cargas son determinantes en el proceso de polinización (Feinsinger et al., 1986; Ramírez, 1989), no se encontró una clara distribución en la posición de las cargas de polen sobre el cuerpo de los polinizadores de especies cantarófilas y ornitófilas, en las cuales los períodos de floración estaban solapados (Seres & Ramírez, 1993). De acuerdo con estos resultados, las estrategias de especificidad en el transporte de polen pueden ser alcanzadas a través de la biología floral y otros atributos ecológicos.

ANTESIS Y LONGEVIDAD

La hora de antesis y la longevidad de las flores son particularmente importantes en especies ornitófilas y cantarófilas-miófilas. La variación en la hora de antesis en especies ornitófilas contribuye a la especificidad de los polinizadores. Por ejemplo, la antesis en horas de la tarde en *Renealmia nicolaioides* permite la utilización de los mismos polinizadores de especies de plantas con antesis más temprana. La variación en la hora de antesis en especies cantarófilas y miófilas con polinizadores

comunes y períodos de floración solapados muestra una situación más compleja. El desfase en la hora de antesis (mañana-tarde) está asociada a la utilización de diferentes grupos de polinizadores. Cyclanthaceae y Palmae con antesis en horas de la mañana son polinizadas por Curculionidae, y Araceae con antesis en horas de la tarde son polinizadas por Scarabaeidae. Sin embargo, *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae) es polinado por Scarabaeidae y con una antesis en horas de la tarde (ver también Beach, 1982). Este comportamiento similar al de las especies de Araceae sugiere que hay un efecto notorio del agente específico (grupo taxonómico) de polinización sobre la hora de antesis. Esta asociación reduce el número de plantas cantarófilas que interactúan, pero las plantas polinizadas por Curculionidae y las plantas polinizadas por Scarabaeidae deben evitar la interferencia por otros mecanismos.

Una mayor longevidad puede incrementar el éxito de polinización por el incremento en la oportunidad de fertilización. Frankie et al. (1983) reportaron que las flores adaptadas a la polinización por abejas tienen una longevidad de un día en la mayoría de las especies arbóreas de un bosque seco en Costa Rica. Similarmente, la longevidad de las flores fue de un día en la mayoría de las especies de un arbustal de la Guayana Venezolana (Ramírez et al., 1990) y en un arbustal costero de Jamaica (Percival, 1974). En contraste, la longevidad de las unidades de polinización en muchas especies herbáceas del bosque nublado es superior a un día. En general, nuestros resultados concuerdan con los de Stratton (1989), quien mostró que la longevidad de las flores en plantas herbáceas fue mayor que en arbustos y árboles, así como en especies de bosques nublados. Sin embargo, la mayor longevidad en flores hermafroditas y en flores femeninas tiene diferente significado: (1.) La mayor longevidad en flores e inflorescencias como unidad de polinización en plantas herbáceas del bosque nublado puede estar asociada a la baja predictibilidad

de polinización reportada (Sobrevila & Arroyo, 1982; Ramírez et al., 1990). Gottsberger et al. (1980) relacionaron los polinizadores poco predecibles e inespecíficos y la extensa longevidad floral. La longevidad floral de 72 horas fue observada en orquídeas las cuales recibían visitas muy esporádicas de los agentes polinizadores. (2.) La mayor longevidad en flores femeninas de especies diclinas puede resultar en maximizar el éxito reproductivo femenino (Stratton, 1989). Además, la extensa longevidad de las flores femeninas puede incrementar la probabilidad de polinización y de recibir mayor variedad de genotipos masculinos. Este comportamiento es particularmente importante si consideramos que todas las especies monoicas-dicógamas estudiadas fueron no autógamas (Ramírez & Seres, 1994).

ATRACCION FLORAL

Especies de Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeidae), que visitan las flores de *Talauma* y *Philodendron*, consumen partes de raíces y órganos subterráneos de los mismos durante su desarrollo larval. Estos últimos son similares en sabor a las flores de estas especies, lo cual parece precondicionar la visita de sus flores cuando alcanzan el estado adulto (Gottsberger, 1986). Las especies de Cyclanthaceae polinizadas por Curculionidae y las especies de Araceae polinizadas por Scarabaeidae podrían incrementar la especificidad de polinización de ésta manera: grupos de coleópteros precondicionados en los estados larvales por la alimentación de frutos y semillas en Cyclanthaceae y tallos y raíces en Araceae.

DISPOSICION ESPACIAL

El arreglo vertical de las plantas puede condicionar la trayectoria de vuelo de los insectos, aves y murciélagos, incrementando la probabilidad de polinización (Smith, 1973). Entre las Cyclanthaceae estudiadas, *Asplundia fendleri* Harling, *Evodianthus funifer* (Poit.) Lindm., y *Asplundia moritziana* (Klotzsch) Harling ocupan diferentes posiciones verticales del bosque nublado. Entre las Bromeliaceae polinizadas por murciélagos, las especies de plantas así como sus polinizadores están separadas verticalmente.

Las plantas pueden reducir la interferencia por el aislamiento espacial (Pleasants, 1980). La ubicación de las especies en sub-ambientes del bosque nublado representa otra alternativa que promueve la especificidad de polinización. Por ejemplo, las especies cantarófilas (*Asplundia fendleri*) y quiropterófilas (*Vriesea splendens* (Brongn.) Lem. var.

longibracteata (Baker) L. B. Smith) crecen exclusivamente en bosque nublado, mientras que *Asplundia* sp. y *Vriesea platynema* Gand. son de bosque nublado de transición (Seres & Ramírez, 1990). Las especies de *Vriesea* son polinizadas por diferentes especies de murciélagos, mientras que las especies de *Asplundia* tienen algunos polinizadores comunes. En este último caso, la distribución de las especies de plantas en sub-ambientes podría reducir la interferencia en el transporte de polen si hay diferentes grupos de polinizadores asociados a determinados sub-ambientes.

CONCLUSION

La distribución de los modos de polinización en el bosque nublado de Rancho Grande está asociada a los grupos taxonómicos de plantas. La biología floral y los diversos modos de polinización promueven la especificidad de polinización y la fertilización cruzada según: (1.) diferencias morfológicas de flores e inflorescencias; (2.) diferentes horas de antesis (ornitofilia y parcialmente cantarofilia); (3.) extensa longevidad floral (melitofilia) y de flores femeninas (cantarofilia y anemofilia); (4.) diferentes polinizadores y períodos de floración (quiropterofilia y algunas cantarófilas); y (5.) la distribución vertical y horizontal de las plantas puede condicionar la especificidad de polinización en especies cantarófilas y quiropterófilas.

LITERATURA CITADA

- ASHTON, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: Some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 155-196.
- BAWA, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-37.
- & P. A. OPLER. 1975. Dioicisms in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- BEACH, J. H. 1982. Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 1074-1081.
- BULLOCK, S. H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25: 101-105.
- EWEL, J. J., A. MADRIZ & J. A. TOSI. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Editorial Sucre.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd ed. Pergamon Press, Oxford, New York.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48: 269-287.
- , G. MURRAY, S. KINSMAN & W. H. BUSBY. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464.
- FRANKIE, G. W., P. A. OPLER & K. S. BAWA. 1976.

- Foraging behavior of solitary bees: Implication for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64: 1049-1057.
- , W. A. HABER, P. A. OPLER & K. S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411-447 in C. E. Jones & R. J. Little (editors), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savanna and forest. *Pl. Syst. Evol.* 152: 29-45.
- , I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER & F. EHRENDORFER. 1980. Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 135: 11-39.
- HUBER, O. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. Pp. 131-170 in O. Huber (editor), *La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier, El Ambiente Físico, Ecología Vegetal y Anatomía Vegetal*, Editorial Arte, Caracas.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 135-162.
- MACDADE, L. A. 1985. Breeding systems of Central American *Aphelandra* (Acanthaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 1515-1521.
- PERCIVAL, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104-129.
- PLEASANTS, J. M. 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61: 1446-1459.
- RAMIREZ, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva de la Alta Guayana venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- & A. SERES. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Pl. Syst. Evol.* 190: 129-142.
- , C. GIL, O. HOKCHE, A. SERES & Y. BRITO. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la guayana venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- RENNER, S. S. 1984. Pollination and breeding systems in some Central Amazonian Melastomataceae. Symposium International sur la Pollinisation. Versailles, 27-30 Septembre 1983. Ed. INRA Publ. 1984 (Les Colloques de l'INRA, N° 21).
- SERES, A. & N. RAMIREZ. 1990. Fenología vegetativa de monocotiledóneas del bosque nublado de Rancho Grande (Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela). *Ecotropicos* 3: 1-11.
- & ———. 1993. Fenología reproductiva de monocotiledóneas del bosque nublado de Rancho Grande. *Revista Biol. Trop.* 4: 27-36.
- SOBREVILA, C. & M. T. K. ARROYO. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140: 19-37.
- , N. RAMIREZ & N. X. DE ENRECH. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15: 161-169.
- SODERSTROM, T. R. & C. E. CALDERON. 1971. Insect pollination in tropical rain forest grasses. *Biotropica* 3: 1-16.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- . 1977. Coadapted competitors: The flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198: 1177-1178.
- STRATTON, D. A. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rica cloud forest: Ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica* 21: 308-328.
- THIEN, L. B. 1974. Floral biology of *Magnolia*. *Amer. J. Bot.* 61: 1037-1045.
- WASSHAUSEN, D. C. & M. T. K. ARROYO. 1976. A new species of *Justicia* (Acanthaceae) from Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* XXII, (132/133): 407-413.

ANEXO 1. Grupos taxonómicos de plantas, visitantes florales, polinizadores, y características de las cargas de polen de 33 especies vegetales.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Polen			Conclusión
		Función	Cantidad	Lugar de transporte	
Araceae <i>Dieffenbachia</i> sp.	Coleoptera Scarabaeidae <i>Cyclocephala tutilina</i> Burmeister	1	A	V (c, t, a, e)	
	Dermaptera Labiidae <i>Vostox punctipennis</i> (Stal)	2	—	—	
	Diptera Muscidae <i>Mydaea</i> sp. ¹	2	—	—	Cantarófila
	Coleoptera Scarabaeidae <i>Cyclocephala tutilina</i> Burmeister	1	A	V (c, t, a, e)	Cantarófila
	Coleoptera Nitidulidae <i>Brachypeplus</i> sp. ¹ <i>Brachypeplus</i> sp. ² <i>Macrostela lutea</i> Murray	2 2 2	— — —	— — —	
<i>Philodendron macroGLOSSUM</i> Schott	Scarabaeidae <i>Cyclocephala tutilina</i> Burmeister	1	A	V (c, t, a, e)	
	Dermaptera Labiidae <i>Vostox punctipennis</i> (Stal)	2	—	—	
	Dermaptera Labiidae <i>Vostox punctipennis</i> (Stal)	2	—	—	Cantarófila
<i>Xanthosoma undipes</i> (Koch) Koch	Apodiformes Trochilidae <i>Coeligena coeligena coeligena</i> (Lesson)	1	A	p	Ornitófila
	Apodiformes Trochilidae <i>Schistes geoffroyi geoffroyi</i> (Bourcier)	3	—	—	
	Apodiformes Trochilidae <i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	D	bp, f	
Bromeliaceae <i>Aechmea lasserii</i> L.B. Smith	Apodiformes Trochilidae <i>Coeligena coeligena coeligena</i> (Lesson)	1	A	p	Ornitófila
	Apodiformes Trochilidae <i>Schistes geoffroyi geoffroyi</i> (Bourcier)	3	—	—	
<i>Pitcairnia altensteinii</i> (Lk., Kl. y Otto) Lem.	Apodiformes Trochilidae <i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	D	bp, f	
	Apodiformes Trochilidae <i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	D	bp, f	

Familia Especie	Orden Familia Especie	Polen			Conclusión
		Función	Cantidad	Lugar de transporte	
<i>Vriesea platynema</i> Gaud.	Hymenoptera				
	Apidae				
	<i>Trigona fulviventris</i> Guerin	2	D	V (c, t, a, e)	Ornitófila
	Apodiformes				
	Trochilidae				
	<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Goud)	2	—	—	
	Chiroptera				
	Phyllostomidae				
	<i>Anoura cultrata</i>	1	A	mi, ic, ip'	
	<i>Anoura geoffroyi geoffroyi</i>	1	A	mi, ic, ip'	
Hymenoptera					
Apidae					
<i>Apis mellifera</i> L.	2	—	—		
<i>Trigona fulviventris</i> Guerin	2	D	V (a)		
Lepidoptera					
Sphingidae					
N.I. sp. ¹	2	—	—	Quiropterófila	
Apodiformes					
Trochilidae					
<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	3	—	—		
Chiroptera					
Phyllostomidae					
<i>Anoura caudifer caudifer</i>	1	A	ic, sc'	Quiropterófila	
Commelinaceae					
<i>Tradescantia zanoniana</i> (L.) H.B.K.					
Diptera					
Syrphidae					
<i>Leucopodella</i> sp. ¹	2	—	—		
Hymenoptera					
Halictidae					
<i>Chlerogas</i> sp. ¹	1	D	V (t, a, e)		
Apidae					
N.I. sp. ¹	2	—	—	Melitófila	

ANEXO I. Continuado.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Polen			Conclusión
		Función	Cantidad	Lugar de transporte	
Cyclanthaceae <i>Asplundia fendleri</i> Harling	Coleoptera Curculionidae (Eirrhiniinae) <i>Phyllotrox</i> sp. ¹ <i>Phyllotrox</i> sp. ² <i>Phyllotrox</i> sp. ³ <i>Phyllotrox</i> sp. ⁴ <i>Phyllotrox</i> sp. ⁵ Hydrophilidae <i>Pelosoma</i> sp. ¹ Scarabaeidae <i>Chlorota terminata</i> Serville Staphylinidae (Aleocharinae) N.I. sp. ¹	1 1 1 1 1 1 4 1	A A A A D A — D	TC TC TC TC TC TC — TC	Cantarófla
<i>Asplundia moritziana</i> (Klotzsch) Harling	Coleoptera Curculionidae (Eirrhiniinae) <i>Phyllotrox</i> sp. ¹ <i>Phyllotrox</i> sp. ³ <i>Phyllotrox</i> sp. ⁴ N.I. sp. ¹ Hydrophilidae <i>Pelosoma</i> sp. ¹ Ptilidae N.I. sp. ¹ Staphylinidae (Aleocharinae) N.I. sp. ¹	1 1 1 1 1 1 1 1	A A A D A A A A	TC TC TC TC TC TC V (c, t, a, e) TC	Cantarófla
<i>Asplundia</i> sp.	Coleoptera Curculionidae (Eirrhiniinae) <i>Phyllotrox</i> sp. ¹ <i>Phyllotrox</i> sp. ³ Hydrophilidae <i>Pelosoma</i> sp. ² Ptilidae N.I. sp. ¹	1 1 1 1 1	A A A A E	TC TC TC TC V (c, t, a, e)	

Familia Especie	Orden Familia Especie	Función	Polen		Conclusión
			Cantidad	Lugar de transporte	
<i>Asplundia caput-medusae</i> (Hook. f.) Harling	Staphylinidae (Aleocharinae)	1	D	TC	Cantarófila
	N.I. sp. ¹				
	Coleoptera				
	Curculionidae (Erirrhinae)	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ¹	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ²	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ³	1	A	TC	
<i>Cyclanthus bipartitus</i> Poit.	Hydrophilidae	1	A	TC	
	<i>Pelosoma</i> sp. ³	1	A	TC	
	Staphylinidae (Aleocharinae)	1	D	TC	Cantarófila
	N.I. sp. ¹				
	Coleoptera				
<i>Evodianthus funifer</i> (Poit.) Lindm.	Scarabaeidae	1	A	V (c, t, a, e)	
	<i>Cyclocephala tutilina</i> Brumeister				
	Dermaptera				
	Labiidae				
	<i>Vostox punctipennis</i> (Stal)	2	E	V (c, t, a)	Cantarófila
	Coleoptera				
	Curculionidae (Erirrhinae)	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ¹	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ²	1	A	TC	
	<i>Phyllotrox</i> sp. ³	1	A	TC	
<i>Phyllotrox</i> sp. ⁴	1	D	TC		
Cyperaceae	N.I. sp. ²	1	A	TC	
	Hydrophilidae	1	A	TC	
	<i>Pelosoma</i> sp. ⁴	1	E	V (c, t, a, e)	
	Ptilidae	1	E	TC	
	N.I. sp. ¹	3	—	—	
	Scarabaeidae	1	D	TC	Cantarófila
	<i>Chlorota terminata</i> Serville				
<i>Scleria latifolia</i> Sw.	Staphylinidae (Aleocharinae)	1	—	—	
	N.I. sp. ¹	1	—	—	
	Viento	1	—	—	Anemófila

ANEXO 1. Continuado.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Función	Polen		Conclusión
			Cantidad	Lugar de transporte	
Gramineae (Poaceae) <i>Olyra latifolia</i> L. <i>Pariana stenolemma</i> Tutin	Viento Coleoptera Chrysomelidae <i>Sanariana</i> sp. ¹ <i>Sanariana</i> sp. ² <i>Sanariana</i> sp. ³ Curculionidae (Barinae) <i>Centrinaspis</i> sp. ² <i>Centrinaspis</i> sp. ³ Ptilidae N.I. sp. ¹ Diptera Cecidomyiidae <i>Clinodiplosis</i> sp. ¹ <i>Clinodiplosis</i> sp. ² Phoridae N.I. sp. ¹ N.I. sp. ² Hymenoptera Apidae <i>Apis mellifera</i> L.	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2	— — D D D A A E D D D D — —	— — TC a, e a, e TC TC V (c, t, a, e) TC TC TC TC —	Anemófila
Marantaceae <i>Calanthe casupito</i> (Jacq.) Presl	Hymenoptera Apidae <i>Eulaema speciosa</i> (Mocsary)	1	E	pb	Melitófila
<i>Calathea</i> sp.	Hymenoptera Apidae <i>Eulaema speciosa</i> (Mocsary)	1	E	pb	Melitófila
<i>Stromanthe jacquinii</i> (Roem. & Schult.) Kennedy y Nicolson	Apodiformes Trochilidae <i>Adelomyia melanogenys aeneosticta</i> Simon <i>Ocreatus underwoodii polysictus</i> Todd <i>Schistes geoffroyi geoffroyi</i> (Bourcier)	1 1 1	E E E	bp bp bp	

ANEXO 1. Continuado.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Función	Polen		Conclusión
			Cantidad	Lugar de transporte	
<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.)	Coleoptera				
	Curculionidae				
	<i>Cholus brunnirostris</i> Chevr.	4	—	—	
	Hymenoptera				
	Anthophoridae				
	<i>Rhathymus</i> sp. ¹	1	E	pb	
	Apidae				
	<i>Trigona fulviventris</i> Guerin	2	—	—	Ornitófila
	Hymenoptera				
	Anthophoridae				
	<i>Ostiris analis</i>	2	—	—	
	<i>Rhathymus</i> sp. ¹	1	E	pb	
	Apidae				
<i>Bombus</i> sp. ¹	1	E	pb		
<i>Paratetrapedia</i> sp. ¹	2	—	—		
N.I. sp. ¹	2	—	—		
Lepidoptera					
Pieridae					
<i>Dismorphia crisia foedora</i> (Lucas)	2	—	—	Melitófila	
Musaceae					
<i>Heliconia acuminata</i> L.C. Richard					
Apodiformes					
Trochilidae					
<i>Colibri delphinae</i> (Lesson)	1	E	P		
<i>Schistes geoffroyi geoffroyi</i> (Bourcier)	3	—	—		
<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	D	bp, f	Ornitófila	
Apodiformes					
Trochilidae					
<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	D	bp, f	Ornitófila	
Apodiformes					
Trochilidae					
<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	A	bp, f	Ornitófila	
Apodiformes					
Trochilidae					
<i>Heliconia aurea</i> Rodriguez					
<i>Heliconia bihai</i> (L.) L.					
<i>Heliconia revoluta</i> (Griggs) Standley					

ANEXO 1. Continuado.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Función	Polen		Conclusión
			Cantidad	Lugar de transporte	
	<i>Schistes geoffroyi geoffroyi</i> (Bourcier)	3	—	—	
	<i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1	A	bp, f	
	Hymenoptera Apidae <i>Eulaema seabrai</i> Mour	2	E	e	Ornitófila
Orchidaceae <i>Govenia fasciata</i> Lindl.	Hymenoptera Apidae <i>Eulaema speciosa</i> (Mocsary)	1	E	c	Melitófila
<i>Govenia utriculata</i> (Sw.) Lindl.	Hymenoptera Apidae <i>Eulaema speciosa</i> (Mocsary)	1	E	c	Melitófila
Palmae (Arecaceae) <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Viento Visitan flores femeninas: Coleoptera Chrysomelidae <i>Sanariana</i> sp. ⁴ Visitan flores masculinas: Coleoptera Chrysomelidae <i>Monolepta</i> sp. ¹ <i>Sanariana</i> sp. ⁴ Curculionidae (Cholinae) <i>Cholus brunnirostris</i> Chev. <i>Cholus</i> sp. ¹	1	—	—	
	Diptera N.I. sp. ¹	2	D	TC	
	Hymenoptera Apidae <i>Trigona fulviventris</i> Guerin	2	D	TC	
	Orthoptera N.I. sp. ¹	2	D	V(c, t, a, e)	
	Hymenoptera Apidae	2	E	e	
	Hymenoptera Apidae	2	—	—	
	Hymenoptera Apidae	2	D	TC	Anemófila- Cantarófila

Familia Especie	Orden Familia Especie	Polen			Conclusión
		Función	Cantidad	Lugar de transporte	
<i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.	Coleoptera Chrysomelidae <i>Cephaloleia</i> aff. <i>lata</i> Baly <i>Monolepta</i> sp. ¹ <i>Sanariana</i> sp. ¹ <i>Sanariana</i> sp. ⁴ Curculionidae (Barinae) <i>Centrinaspis</i> sp. ¹ <i>Centrinaspis</i> sp. ⁴ <i>Cholus</i> sp. ¹ (Cholinae) <i>Phyllotrox</i> sp. ⁵ (Eirrhinae)	1 1 1 1 1 1 1 2 1	E D D D D D — D	e a, e TC TC TC D' (c, t, a, e) — TC	
<i>Geonoma tenuis</i> Burret	Diptera Drosophilidae N.I. sp. ¹ N.I. sp. ²	1 1	D D	TC D' (c)	Cantarófila- Miófila
<i>Socratea</i> sp.	Coleoptera Curculionidae (Barinae) <i>Centrinaspis</i> sp. ¹ N.I. sp. ¹ Diptera Sciaridae <i>Bradysia</i> sp. ¹ Hymenoptera Formicidae <i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr	1 1 1 2	D D — D	TC D' (c, t, a) a, e —	Cantarófila- Miófila
	Coleoptera Curculionidae N.I. sp. ³ N.I. sp. ⁴ Nitidulidae <i>Mystrops</i> aff. <i>fryi</i> Grouvelle Scarabaeidae <i>Cyclocephala sexpunctata</i> Castelnau	2 2 1 2	D D D —	D' (c, t, a) D' (c, t, a) V (c, t, a, e) —	

ANEXO 1. Continuado.

Familia Especie	Orden Familia Especie	Polen			Conclusión
		Función	Cantidad	Lugar de transporte	
	Staphylinidae (Omaliinae) N.I. sp. ²	1	D	TC	
	Diptera Drosophilidae N.I. sp. ³	1	D	TC	
	Hymenoptera Apidae <i>Apis mellifera</i> var. <i>sentellata</i> Lat.	2	D	V (c, t, a, e)	Cantarófila- Miófila
Zingiberaceae <i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	Apodiformes Trochilidae <i>Coeligena coeligena coeligena</i> (Lesson) <i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1 1	A A	sp, bp bp	Ornitófila
<i>Renealmia nicolaioides</i> Loes.	Apodiformes Trochilidae <i>Coeligena coeligena coeligena</i> (Lesson) <i>Phaetornis longuemareus ignobilis</i> Todd <i>Sternoclyta cyanopectus</i> (Gould)	1 1 1	A A A	sp, bp p bp	Ornitófila

N.I. = no identificado; 1 = polinizador; 2 = visitante; 3 = perforador de flores; 4 = consume partes florales; E = escaso; A = abundante; D = disperso; V = ventral; D' = dorsal; TC = todo el cuerpo; t = torax; e = extremidades; c' = cuello; c = cabeza; m = mandíbula; p = pico; pb = proboscis; a = abdomen; s = superior; i = inferior; b = base; f = frente; p' = pecho